植 物 分 类 学 报 36(4):289~297(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

刺五加大、小孢子发生和雌、雄配子体发育的观察*

[1]刘林德 [1]王仲礼 [2]田国伟 [1]申家恒

[1](山东烟台师范学院生物系 烟台 264025) [2](北京大学生命科学学院 北京 100871)

MEGASPOROGENESIS, MICROSPOROGENESIS AND DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTES IN *ELEUTHEROCOCCUS SENTICOSUS* (ARALIACEAE)

[1] LIU Lin-De [1] WANG Zhong-Li [2] TIAN Guo-Wei [1] SHEN Jia-Heng**

[1] (*Department of Biology, Yantai Normal University*, Yantai, Shandong 264025)

[2] (*College of Life Sciences, Peking University*, Beijing 100871)

Abstract This paper describes megasporogenesis, microsporogenesis, and development of female and male gametophytes in *Eleutherococcus senticosus*. The main results are as follows: Flowers of *E. senticosus* are epigynous, pentamerous. Anthers are 4-microsporangiate. An ovary has 5 loculi. Each ovary loculus has 2 ovules: the upper ovule and the lower ovule. The upper one is orthotropous and degenerates after the formation of archesporial cell, while the lower one is anatropous, unitegmic and crassinucellar, and able to continue developing. In male plants, microsporogenesis and development of male gametophytes took place in regular way, but a series of abnormal phenomena were found in megasporogenesis and development of female gametophytes. The microspore mother cells gave rise to tetrahedral tetrads by meiosis. Cytokinesis was of the simultaneous type. The mature pollen was 3-celled and shed singly. The anther wall formation belonged to the dicotyledonous type. At the stage of microspore mother cell, the anther wall consisted of four layers, i.e. epidermis, endothecium, middle layer, and tapetum. The tapetum was of glandular type and its most cells were binucleate. When microspores were at the uninucleate stage, the tapetum began to degenerate *in situ*. When microspores developed into 3-celled pollen grains, the tapetum had fully degenerates. In the lower ovule of male flower, the megaspore mother cell gave rise to a linear or "T"-shaped tetrad. In some cases, a new archesporial cell over the tetrad or two tetrads parallel or in a series were observed. Furthermore, the position of functional megaspore was variable; any one or two megaspores might be functional, or one megaspore gave rise to a uninucleate embryo sac, but two other megaspores also had a potentiality of developing into the embryo sac. In generally, on the day when flowers opened, female gametophytes contained only 4 cells: a central cell, two irregular synergids and one unusual egg cell. In female plants, microspore mother cells and secondary sporogenous cells were observed. But at the stage of secondary sporogenous cell, the newly differentiated tapetum took the appearance of degeneration. Later, during the whole stage of meiosis, the trace of degenerative tapetum could be seen. At last, the microsporangium degenerated and no tetrad formed. On the blossom day, all anthers shriveled without pollen grains. In female flowers, megasporogenesis and development of female gametophytes were normal: the tetrad of megaspores was

---

* 国家自然科学基金重大项目(39391500)和一般项目(39470130)资助课题。
** 通讯联系人 Author for correspondence.
1997-06-29 收稿，1997-10-03 收修改稿。

linear or "T"-shaped; the chalazal megaspore was usually functional; the development of embryo sac was of the Polygonum type. On the blossom day, most embryo sacs consisted of 7 cells with 8 nuclei or 7 cells with 7 nuclei; but the egg apparatus was not fully developed. In hermaphroditic plants, microsporogenesis was normal but the development of male gametophytes was partially abnormal. When the hermaphroditic flowers blossomed, there were more or less empty pollen grains in the microsporangium and these pollen grains were quite different in size. The development of most gynoecia was normal but numerous abnormal embryo sacs could be seen. On the blossom day, female gametophytes were mainly 7-celled with 8-nuclei or with 7-nuclei or 4-celled with antipodal cells degenerated; the egg apparatus was not fully developed either.

Key words *Eleutherococcus senticosus*; Megasporogenesis; Microsporogenesis; Male and female gametophytes; Gametophyte development

摘要 刺五加 *Eleutherococcus senticosus*(Rupr. et Maxim.)Maxim.雄株的小孢子发生和雄配子体发育过程正常,大孢子发生和雌配子体发育过程多不正常。雄花具5个花药,花药4室,药壁发育属双子叶型,腺质绒毡层,绒毡层细胞多具2核。小孢子母细胞经减数分裂形成四面体形四分体,其胞质分裂为同时型。成熟花粉为3细胞型。子房下位,5室;每室有上胚珠和下胚珠,上胚珠退化,下胚珠倒生、具单珠被、厚珠心;大孢子母细胞经减数分裂形成线形或"T"形四分体,偶尔有2个并列或串联的四分体或在四分体之上又出现孢原细胞。其功能大孢子位置不确定。雌配子体发育中异常现象较多。开花时,雌配子体主要为反足细胞退化后的四细胞胚囊。刺五加雌株的小孢子母细胞不能进行减数分裂或减数分裂不正常,不能形成四分体。开花时,药室空瘪,无花粉形成。其大孢子发生和雌配子体发育过程正常,大孢子母细胞减数分裂形成线形或"T"形四分体,合点端大孢子为功能大孢子,胚囊发育属蓼型。开花时,雌配子体主要为七细胞八核或七细胞七核胚囊,其卵器尚未发育成熟。刺五加两性株的小孢子发生过程无异常,但雄配子体发育过程有部分异常;开花时,药室内有或多或少的空花粉,且花粉粒大小悬殊,大的直径达35 μm,小的仅15~18 μm。两性株的雌蕊发育大部分正常,也有一些异常胚囊形成。开花时,雌配子体主要是七细胞八核胚囊、七细胞七核胚囊和反足细胞退化后的四细胞胚囊,其卵器也未发育成熟。

关键词 刺五加; 大孢子发生; 小孢子发生; 雄配子体; 雄配子体发育; 雌配子体; 雌配子体发育

刺五加 *Eleutherococcus senticosus*,隶属于五加科 Araliaceae、五加属 *Eleutherococcus*,是一种传统的药用植物。近二十几年来,人们利用其根、根茎和茎制作"五加白"酒、五加膏、五加冲剂及糖衣片等,致使其资源消耗与日俱增、种群数量迅速下降,已经表现出渐危状况,因而被列入国家级保护植物(傅立国,1992)。本文在以前工作的基础上,报道其大、小孢子发生和雌、雄配子体发育的研究结果,以期深入探讨刺五加的生殖生物学问题。

1 材料和方法

本研究所用刺五加材料采自黑龙江省尚志市境内的东北林业大学帽儿山森林生态站(东经127°30′~127°34′, 北纬45°20′~45°25′)。自1993年至1996年,每年6月中旬到8月下旬取刺五加主花序上不同发育时期的花蕾、小花及初果,FAA或卡诺固定液固定,爱氏苏木精整体染色,常规石蜡法制片,切片厚度6~8 μm.部分制片按汞-溴酚蓝法显示蛋白质、用PAS反应显示多糖(孙敬三,钱迎倩,1987)。Olympus-BH2型光学显微镜下观察并摄影。

2　观察结果

2.1　小孢子发生及雄配子体发育

2.1.1　小孢子发生

在刺五加雄株和两性株早期花药(花蕾长约0.5 mm）的横切面上,可以看到四个角隅处的表皮下分化出多个孢原细胞(图版Ⅰ:1）。孢原细胞经一次平周分裂形成初生壁细胞和初生造孢细胞(图版Ⅰ:2),后者经多次分裂形成次生造孢细胞(图版Ⅰ:3)。次生造孢细胞直接发育成小孢子母细胞(图版Ⅰ:4～6)。小孢子母细胞经减数分裂形成正四面体形四分体(图版Ⅰ:7,图版Ⅱ:1),其胞质分裂为同时型。

雌株的多数花朵中,孢原细胞和初生造孢细胞发育正常,但次生造孢细胞、尤其是小孢子母细胞常常形态异常(图版Ⅰ:11～12）,多数未经减数分裂便解体。少数花朵中,小孢子母细胞能够开始减数分裂,个别可达到中期Ⅰ或末期Ⅱ(图版Ⅰ:13～15),但随后仍解体,最终不能形成四分体(图版Ⅰ:16～17)。

2.1.2　雄配子体发育

从雄株的四分体刚释放的小孢子,细胞核位于中央,细胞质中无明显液泡,花粉壁呈收缩状态(图版Ⅱ:2)。随着其细胞质发生液泡化(图版Ⅱ:3),小孢子体积增大、花粉壁加厚,逐渐成为单核靠边期小孢子(图版Ⅱ:4).图版Ⅱ:5～8是小孢子核进行有丝分裂的前期、中期、后期和末期。而后小孢子进行胞质分裂,形成大的营养细胞和小的透镜状生殖细胞(图版Ⅱ:9)。生殖细胞移向营养细胞的胞质里,进一步经过有丝分裂的前、中、后、末4个时期分裂形成两个精子(图版Ⅱ:10～14)。开花前,花粉的营养核位于中央,与两个精子呈“品”字形排列(图版Ⅱ:15)。三细胞花粉外观圆球形,直径23～25 μm,营养细胞质中贮藏大量多糖物质。此时,雌株的药室已经空瘪,不含任何花粉。两性株的药室内含有部分空花粉,且成熟花粉粒大小不一,大的直径达35 μm,小的仅15～18 μm左右。

2.2　花药壁的发育

在雄株和两性株中,初生壁细胞经平周分裂形成内外两层(图版Ⅰ:2～3):内层分化为绒毡层,外层又平周分裂一次,形成药室内壁和中层。小孢子母细胞形成初期,花药壁的4层结构分化完全,分别为表皮、药室内壁、中层和绒毡层(图版Ⅰ:4～5),按Davis(1966)的分类,刺五加的药壁发育属双子叶型。小孢子母细胞时期,绒毡层细胞体积增大并液泡化(图版Ⅰ:4～5）。从小孢子母细胞减数分裂的前期Ⅰ至四分体阶段,绒毡层细胞经核分裂成为双核细胞,细胞核为圆球形或椭球形,内含多个核仁,细胞质浓厚(图版Ⅰ:6～7)。单核小孢子时期,绒毡层细胞开始原位解体(图版Ⅰ:8)。二细胞花粉至三细胞花粉时,绒毡层逐渐原位消失(图版Ⅰ:9～10)。刺五加具分泌型绒毡层。

中层细胞为短命结构。小孢子母细胞时期,其内含有少量淀粉粒;减数分裂期,中层细胞被挤压(图版Ⅰ:6～7)。单核小孢子时期,中层细胞稍微膨大(图版Ⅰ:8)。二细胞花粉期以后,中层细胞解体消失(图版Ⅰ:9～10)。

药室内壁细胞于小孢子母细胞减数分裂期开始径向延长并液泡化,其内含少量淀粉粒(图版Ⅰ:6～7)。单核花粉期之后,其体积明显增大(图版Ⅰ:8～9)。二细胞花粉至三细胞花粉期,药室内壁发生“U”形纤维加厚(图版Ⅰ:10）。花药开裂时,花药壁只剩下两

层:表皮层和药室内壁。药室内壁在药隔处是双层的而在其它部位是单层的。这与五加科另一植物 *Tieghemopanax sambucifolius* 相似(Mohana Rao, 1972)。

表皮细胞随花药发育而行垂周分裂。初期的表皮细胞含有少量淀粉粒,后来消失。自单核花粉期开始,表皮细胞变为扁平状并不断增大体积(图版Ⅰ:8～9)。花粉成熟时,表皮细胞趋于解体,外壁上有明显的角质层(图版Ⅰ:10)。

在雌株的多数花朵中,刚分化出来的绒毡层细胞尚未发育便很快解体(图版Ⅰ:11～12)。之后,小孢子母细胞停止发育并陆续退化。少数花朵的绒毡层细胞解体稍晚,小孢子母细胞能够进入减数分裂阶段(图版Ⅰ:13～15);这些花药的中层和药室内壁在后期呈肿胀状态,药室内壁不发生纤维加厚,小孢子母细胞未完成减数分裂便解体(图版Ⅰ:16)。开花前,绒毡层完全解体,药室退化,剩下的3层药壁细胞呈囊泡状膨大,其细胞质稀薄并液泡化(图版Ⅰ:17)。开花时,仅可见由表皮细胞包围的空瘪药室。

2.3　大孢子发生和雌配子体发育

2.3.1　胚珠的发育

刺五加子房下位,5室,偶3、4或6室。雌蕊分化早期,每室有2个胚珠原基,分别分化为上胚珠和下胚珠。上胚珠小、直生、多在孢原细胞形成初期退化;下胚珠大、倒生、被有厚实的单层珠被、具狭长的珠孔,珠孔上被有珠柄衍生而来的珠孔塞。在雌株和两性株,下胚珠常为正常可育胚珠。在雄株,多数下胚珠可以发育至成熟胚囊期,但均不能正常受精,最终表现为雌性不育。

2.3.2　大孢子发生

雌株花蕾长1.0～1.5 mm时,珠心表皮下方分化出一个孢原细胞(图版Ⅱ:16),孢原细胞平周分裂形成周缘细胞和造孢细胞(图版Ⅱ:17).造孢细胞直接发育为大孢子母细胞(图版Ⅱ:18);周缘细胞经垂周和平周分裂,偶尔表皮细胞也进行平周分裂,从而使大孢子母细胞位于珠心顶端2～5层细胞之下(图版Ⅱ:17～19)。所以,刺五加的胚珠属于厚珠心型。

雌株花蕾长1.5～2.5 mm时,大孢子母细胞行减数分裂,图版Ⅱ:20示减数第一次分裂的中期。减数分裂产生线形或"T"形排列的四分体,其中以线形排列为主(图版Ⅱ:21)。偶尔还可见到并列或串联的两个四分体(图版Ⅱ:22. 图版Ⅲ:10)。线形四分体中,合点端的第二个或第一个大孢子成为功能大孢子(图版Ⅱ:23～24)。"T"形四分体中,合点端大孢子为功能大孢子并进而发育为单核胚囊(图版Ⅱ:25)。除此之外,还有某2个或某3个大孢子均能进一步分裂或均为功能大孢子的情况:如图版Ⅲ的图1中合点端第一、第二大孢子,图版Ⅲ的图2中合点端第一、第三大孢子,图版Ⅲ的图3中合点端第一、第四大孢子,图版Ⅲ的图4中合点端第二、第四大孢子,图版Ⅲ的图5中合点端第一、第二、第三大孢子似乎均为功能大孢子。图版Ⅲ的图6中,合点端第一个大孢子已明显液泡化、似乎已经发育到了单核胚囊时期,而另两个大孢子外观仍似功能大孢子。

在雄株中,从胚珠形成到大孢子发生,其间存在各式变异:有的胚珠中,有多于1个的孢原细胞同时或先后形成,产生两组并排或串联的大孢子四分体(同图版Ⅱ:22. 图版Ⅲ:10),或者在一组四分体上方又有一个大孢子母细胞发生;有些胚珠中,可能减数分裂不正常或仅进行了减数第一次分裂,仅有2个大孢子形成,且2个均象功能大孢子(图版

Ⅲ:7)。已形成线形或“T”形四分体的胚珠，功能大孢子的位置又多不确定，有许多某 2 个或 3 个大孢子均能进一步分裂的情况，如图版Ⅲ:8 所示，合点端大孢子已分裂为二核，珠孔端大孢子仍未退化。还有的减数第二次分裂后不发生胞质分割，从而形成双核大孢子(图版Ⅲ:9～10)，有可能使胚囊发育进入葱型途径；还有些胚珠可能大孢子母细胞未形成或形成之后又退化，因而珠心中无大孢子四分体形成，其珠心呈萎缩退化状态，但其珠被仍能进一步发育(图版Ⅲ:11)。上述情况也偶见于两性株。

2.3.3　雌配子体发育

雌株花蕾长 2.5～3.5 mm 时，功能大孢子液泡化且体积增大，经单核胚囊、二核胚囊发育形成四核胚囊(图版Ⅲ:12～14) 。花蕾长 3.5～4.0 mm、接近开花时，四核胚囊发育形成八核胚囊，图版Ⅲ:15～16 是一个八核胚囊的两张连续切片，示珠孔端四核尚未明显分化、合点端四核已分化出下极核和反足细胞、且反足细胞已开始退化。开花当天的胚囊多处于极核融合时期(图版Ⅲ:17～18) 。开花后，雌蕊进一步发育，经 4～6 天胚囊逐渐发育成熟。在胚囊的珠孔端才可见在空间上呈倒“品”字型排列、由 3 个梨状细胞组成的卵器。稍大而宽的一个是卵细胞，其珠孔端有大液泡，细胞核位于合点端，极性明显。稍小而窄的另两个为助细胞，其细胞极性与卵细胞恰好相反：液泡位于合点端，细胞核位于偏珠孔端的部位(图版Ⅲ:19).此时，中央细胞高度液泡化，次生核位于卵细胞下方，以原生质索与卵器相连(图版Ⅲ:19～20)。卵细胞质里有少量淀粉粒，助细胞和中央细胞的细胞质里无淀粉粒。由此可见，刺五加雌配子体发育为蓼型。

雄株雌配子体发育的历程与上述基本一致。只是在胚囊发育过程中有各种异常情况发生。如，可能由于中央液泡未及时出现，而形成二核均位于中央的二核胚囊，一端有 3 核、一端有 1 核或一端有 4 核、一端无核的四核胚囊；又由于核分裂可能不同步，可见具 5 核及 6 核的胚囊。另外，其八核胚囊在开花前即分化出上、下极核和反足细胞，但未分化出卵器，多数反足细胞在开花前解体。开花时，大部分胚囊具有 4 个细胞——卵器和中央细胞。另外，还有仅含 3 个或 2 个细胞的胚囊，无胚囊结构的胚珠，以及含有多个核而无卵器和次生核分化的胚囊等。

两性株的雌配子体发育大部分正常，但未育胚囊也占有一定的比例。另外，在 3 种性别类型的植株中，均偶尔可见一个胚珠内有两个胚囊并存的现象。在开花当日，刺五加 3 种性别植株的胚囊状态和比率有所不同，具体统计结果见表 1.

从表 1 可以看出，在开花当日，未见胚囊成熟；而此时花药便开裂散粉，故刺五加为雄蕊先熟植物。另外，雌株和两性株的胚囊发育并不整齐一致：早发育的胚囊已处于反足细胞退化的四核四细胞胚囊时期，晚发育的胚囊仍处于二核胚囊或四核胚囊阶段，大多数胚囊则处于七细胞八核或七细胞七核时期。雄株中，雌配子体发育快于雌株和两性株；开花当天，90.78%的胚珠已发育至反足细胞退化的四细胞胚囊阶段。

2.4　雌雄蕊发育的对应关系

在发育早期，雄蕊的发育常快于雌蕊的发育。胚珠中珠心细胞分化出孢原细胞时，小孢子母细胞已进入减数分裂阶段。发育后期，单核小孢子和二细胞花粉阶段持续时间较长。而功能大孢子形成之后，雌配子体发育相当迅速。开花时，雄株的花粉达到 3 细胞阶段而雌株的胚囊一般处于 8 核 7 细胞或 5 核 4 细胞时期，后者的合点端常可见反足细

胞解体后留下的痕迹。现将雌、雄蕊发育的对应关系列于表 2。

表 1 刺五加植株开花当天的胚囊状态及比率题目

Table 1 The development status and ratio of embryo sacs at the first day of blooming in *Eleutherococcus senticosus*

植株类型 Type of plants	胚囊状态 Status of embryo sacs													
	二核胚囊 2-nucleate embryo sac		四核胚囊 4-nucleate embryo sac		七细胞八核胚囊 7-cell, 8-nucleate embryo sac		七细胞七核胚囊 7-cell, 7-nucleate embryo sac		反足细胞退化的四细胞胚囊 antipodals-degenerative 4-cell embryo sac		未育、败育及异常胚囊 Undeveloped, sterile and abnormal sac		成熟胚囊 Mature embryo sac	总数 Total
雄株 Male plants	0		0		3	0.69%	0		394	90.78%	37	8.52%	0	434
雌株 Female plants	6	1.18%	16	3.14%	349	68.50%	29	5.70%	89	17.48%	20	3.93%	0	509
两性株 Hermaphrodite plants	0		2	3.92%	21	41.20%	14	27.40%	7	13.70%	7	13.66%	0	51

表 2 雌、雄蕊发育的对应关系(1995 年固定的材料)

Table 2 The corresponding relationship of the development of stamen and pistil (According to the material fixed in 1995)

日期 Date	花蕾长度 Length of flower bud (mm)	雄株的雄蕊发育阶段 The development stage of stamens in male plants	雌株的雌蕊发育阶段 The development stage of pistils in female plants
6 月 28 日 Jun 28th	1.0~1.5	小孢子母细胞 microspore mother cell	孢原细胞，大孢子母细胞 archesporial cell, megasporocyte
7 月 3 日 Jul 3rd	1.5~2.0	减数分裂期 meiotic stage	大孢子母细胞 megaspore mother cell
7 月 9 日 Jul 9th	2.0~2.5	单核小孢子 single nucleus microspore	减数分裂期 meiotic stage
7 月 12 日 Jul 12th	2.5~3.0	液泡期小孢子 the vacuolate stage of microspore	四分体-二核胚囊 tetrad, to 2-nucleate embryo sac
7 月 15 日 Jul 15th	3.0~3.5	二细胞花粉 2-celled pollen	单核胚囊-四核胚囊 uni-, to 4-nucleate embryo sac
7 月 17 日 Jul 17th	3.5~4.0	二细胞花粉 2-celled pollen	四核胚囊-八核胚囊 4-, to 8-nucleate embryo sac
7 月 18 日 Jul 18th	4.0~4.5	三细胞花粉 3-celled pollen	七细胞或四细胞胚囊 7-, or 4-celled embryo sac
7 月 19 日 Jul 19th	4.5~5.0	三细胞花粉(散粉) 3-celled pollen (shed)	七细胞或四细胞胚囊 7-, or 4-celled embryo sac

3 讨 论

3.1 刺五加雄性不育的表现

刺五加植株的雄性不育或败育可发生在各个时期。(A) 花药发育早期，多数雌株的小孢子母细胞形态异常，没有进行减数分裂的潜能。(B) 少数雌株的小孢子母细胞形态未见异常，但在小孢子母细胞减数分裂的各个阶段，都会发生细胞的解体，未能产生小孢子四分体。(C) 在两性株，小孢子母细胞及其减数分裂过程未见异常，但在开花时的花药

中有一些空壳花粉存在，这表明其雄配子体发育过程有异常；同时，花丝较短的花药中含空壳花粉较多(刘林德等，1997a)。由此可以进一步证实，花丝长度与雄蕊的育性成正相关：较长花丝对应的雄蕊育性较好，较短花丝对应的雄蕊育性较差。

雄性不育植株的花药常表现出药室内壁不能进行纤维加厚、绒毡层不正常、药隔处维管束分化不全等各种异常(Chauhan & Kinoshita, 1980)。在刺五加中，绒毡层细胞的败育开始于次生造孢时期至小孢子母细胞时期。绒毡层的败育伴随着小孢子母细胞到减数分裂时期的一系列退化，其原因可能是丧失营养供应所致。

3.2　刺五加雌蕊发育的多样性

在雌配子体发育过程中，各个时期都有异常现象发生。(A) 胚囊发育早期，部分胚珠中可能无孢原细胞形成或形成之后又退化，最终结果是胚囊不育而留下空腔。(B) 有的胚珠中，有多于 1 个的孢原细胞先后或同时形成，从而出现两个四分体、乃至两个胚囊。(C) 减数分裂过程中，有时核分裂后不发生胞质分割，从而形成双核大孢子，有可能使胚囊进入双孢子葱型的发育途径(Johri *et al*, 1992)。(D) 功能大孢子的位置不确定：多数是合点端大孢子为功能大孢子，少数是珠孔端大孢子具功能，还有某几个大孢子均能分裂甚至在一个胚珠中产生几个胚囊的情形。这在五加科其它植物中也见有报道(魏正元，尤瑞麟，1993；Johri *et al*, 1992；连永权，申家恒，1989；Singh, 1954；Gopinath, 1944)。但在刺五加中，后二者多发生在雄株和两性株，较少发生在雌株中。(E) 胚囊发育过程中，中央液泡未及时出现，可形成 2 核均位于中央的二核胚囊，一端有 3 核、一端有 1 核或一端有 4 核、一端无核的四核胚囊；又由于核分裂可能不同步，可见具 5 核及 6 核的胚囊；这些胚囊也多见于雄株，较少见于两性株和雌株。

综上所述，可以进一步肯定花丝的长度与雌蕊的育性成负相关(刘林德等，1997a, b)，即较短花丝对应的雌蕊育性较好，较长花丝对应的雌蕊育性较差。这种花丝长度与雌、雄蕊育性之间的明显对应关系在其它植物中尚未见报道。

3.3　开花时刺五加雌配子体的状态

如表 1 所示，在开花当天，刺五加雄株的雌配子体主要是反足细胞退化的四细胞胚囊，雌株和两性株的雌配子体主要是七细胞八核胚囊、七细胞七核胚囊和反足细胞退化的四细胞胚囊。鉴于卵器尚未发育完全，可以认为它们都是未成熟胚囊。相对应的雄株与两性株的花药，当天散粉，进一步证实刺五加是雄蕊先熟植物，这是形成异花传粉的内因。

另外，在开花当天，刺五加雌株和两性株的胚囊发育时期并不整齐一致。开花 4～6 天后，胚囊的发育时期也参差不齐(另文报道)。这种发育上的不同步现象可能是刺五加长期适应异花传粉及当地环境的结果，在进化上有一定的积极意义。

参　考　文　献

孙敬三，钱迎倩，1987. 植物细胞学研究方法. 北京：科学出版社. 134～136, 149
连永权，申家恒，1989. 人参胚胎学研究. 植物学报，31(9)：653～660
魏正元，尤瑞麟，1993. 竹节参雌配子体发育的研究. 武汉植物学研究，11(2)：97～103
傅立国，1992. 中国植物红皮书——稀有濒危植物(第 1 册). 北京：科学出版社
刘林德，王仲礼，田国伟，申家恒，1997a. 刺五加花的形态学及雄蕊异长现象的观察. 植物分类学报，35(1)：1～6

刘林德,王仲礼,田国伟,申家恒,1997b. 刺五加的有性生殖与营养繁殖. 植物分类学报, 35(1): 7～13

Chauhan S V S, Kinoshita T, 1980. Anther ontogeny in genic, cytoplasmic and chemically induced male sterile plants. Japan J Breed, 30: 117～124

Davis G L, 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York: John Wiley & Sons Inc. 9～10, 48～49

Gopinath D M, 1944. Gametogenesis and embryogeny in a few members of the Araliaceae. Proc Indian Acad Sci(B), 20: 175～186

Johri B M, Ambegaokar K B, Srivastava P S, 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. Berlin: Springer-Verlag. 606～607

Mohana Rao P R, 1972. Morphology and embryology of *Tieghemopanax sambucifolius* with comments on the affinities of the family Araliaceae. Phytomorphology, 22:75～87

Singh D, 1954. Floral morphology and embryology of *Hedera nepalensis* K Koch. Agra Univ J Res, 3:289～299

图版说明 Explanation of plates

图版Ⅰ 1. 幼小花药横切,示多孢原; 2. 初生壁细胞和初生造孢细胞; 3. 次生造孢细胞; 4～6. 小孢子母细胞时期,花药壁分化出表皮,药室内壁,中层,绒毡层; 7. 小孢子四分体; 8. 单核小孢子时期,绒毡层开始原位解体; 9～10. 二细胞花粉至三细胞花粉时期,绒毡层原位解体; 11. 次生造孢时期,刚分化出来的绒毡层呈现解体迹象; 12～16. 小孢子母细胞减数分裂不同时期,绒毡层解体后遗留的痕迹; 17. 药室退化,不能形成四分体。(1～17. ×500)

图版Ⅱ 1. 正四面体形四分体; 2. 收缩期小孢子; 3. 单核小孢子; 4. 单核靠边期小孢子; 5～9. 小孢子有丝分裂的前、中、后、末四个时期; 10～14. 生殖细胞有丝分裂的前、中、后、末四个时期; 15. 三细胞花粉; 16. 幼小胚珠纵切,示一个孢原细胞; 17. 示周缘细胞和造孢细胞; 18～19. 大孢子母细胞时期; 20. 大孢子母细胞减数分裂中期Ⅰ; 21. 线形排列的四个大孢子; 22. 并列的两组大孢子四分体; 23. 合点端第二个大孢子为功能大孢子; 24. 合点端的功能大孢子; 25. "T"形排列的四个大孢子,合点端已发育为单核胚囊。(1～15. ×1200; 16～25. ×500)

图版Ⅲ 1. 合点端第一、第二大孢子为功能大孢子; 2. 合点端第一、第三大孢子为功能大孢子; 3. 合点端第一、第四大孢子为功能大孢子; 4. 合点端第二、第四大孢子为功能大孢子; 5. 合点端第一、第二、第三大孢子为功能大孢子; 6. 合点端第一大孢子发育为单核胚囊,第二、第三大孢子仍似功能大孢子; 7. 大孢子母细胞分裂产生的二分体; 8. 合点端大孢子分裂为二核细胞; 9～10. 示双核大孢子; 11. 珠心退化的胚珠; 12. 单核胚囊; 13. 二核胚囊; 14. 四核胚囊; 15～16. 同一材料的两个相邻切面,示珠孔端4个核尚未分化出卵器和上极核,合点端已分化出下极核与3个反足细胞,反足细胞呈退化状; 17～18. 未受精的胚囊,示正在融合的两个极核; 19～20. 成熟胚囊中的助细胞、卵细胞、次生核。(1～20. ×500)

Plate Ⅰ 1. The cross section of young anther, showing the formation of archesporial cells; 2. Primary parietal cell and primary sporogenous cell; 3. Secondary sporogenous cell; 4～6. At the stage of microspore mother cells, the anther wall consisted of four layers: epidermis, endothecium, middle layer, and tapetum; 7. Tetrad; 8. At the stage of uninucleate microspore, the tapetum began to degenerate *in situ*; 9～10. At the stage of two-celled pollen to three-celled pollen, the tapetum degenerated *in situ*; 11. At the stage of secondary sporogenous cell, the tapetum just differentiated took the appearance of degeneration; 12～16. Showing the trace of degenerative tapetum at the different stages of meiosis; 17. The microsporangium degenerated, and no tetrad formed. (1～17. ×500)

Plate Ⅱ 1. Tetrahedral tetrad; 2. Microspore at contracted stage; 3. Uninucleate microspore; 4. Uninucleate microspore with the nucleus displaced to one side; 5～9. The prophase, metaphase, anaphase and telophase of microspore mitosis; 10～14. The prophase, metaphase, anaphase and telophase of generative cell mitosis; 15. A 3-celled pollen; 16～17. The longitudial section of a young ovule 16. Showing a archesporial cell; 17. Showing a parietal cell and a sporogenouscell; 18～19. A megaspore mother cell; 20. The metaphase Ⅰ of megaspore mother cell meiosis; 21. A linear tetrad; 22. Two tetrads abreast; 23. The second chalazal megaspore was functional; 24. The chalazal megaspore was functional; 25. A T-shaped tetrad

with the chalazal megaspore giving rise to a uninucleate embryo sac. (1～15. ×1200; 16～25. ×500)

Plate Ⅲ 1. The first and the second chalazal megaspores were functional; 2. The first and the third chalazal megaspores were functional; 3. The first and the fourth chalazal megaspores were functional; 4. The second and the fourth chalazal megaspores were functional; 5. The first, the second and the third chalazal megaspores were functional; 6. The first chalazal megaspore had given rise to a uninucleate embryo sac, and the second and the third megaspores also had the potentialities of producing the embryo sac; 7. A dyad; 8. A 2-nucleate cell resulting from the chalazal megaspore; 9～10. A 2-nucleate megaspore; 11. A ovule in which the nucellus had degenerated; 12. A uninucleate embryo sac; 13. A 2-nucleate embryo sac; 14. A 4-nucleate embryo sac; 15～16. Two adjacent sections of the same ovule, showing the young egg apparatus and the upper polar nucleus at the micropylar end of the embryo sac, and three antipodal cells taking appearence of degenerating and the lower polar nucleus at the chalazal end of the same embryo sac; 17～18. An unfertilized embryo sac, showing two polar nuclei merging into one secondary nucleus; 19～20. An egg cell, a synergid and the secondary nucleus in a mature embryo sac. (1～20. ×500)

关于论文中附图的制作

论文中的图稿是科技论文的重要组成部分，严格图稿质量是保证刊物质量的重要条件之一，因此各刊物对图稿有严格要求。根据多年学习和积累的点滴经验，在此对图稿的制作要求提出如下初浅的看法，仅供参考。

(一)**图版**(指照片图版)　涉及细胞学、孢粉学、形态学、解剖学、胚胎学等方面学术论文的水平高低，往往与图版的优劣关系极大，所以要重视图版的制作。

(1) 制作图版，要求黑白分明、层次清晰，显示的要点明确。显微照片和电子显微照片一般需注明其倍数。注意黑白图版不宜用彩色照片，否则效果差。(2) 图版的拼贴要求严格，可贴在稍厚的白纸上(切勿贴在硬纸板上)；拼贴要整齐、美观、注意顺序，图版中照片的布局要匀称、紧凑。如为方块形，要求四角为直角，边直；整个图版的要求亦同。图版的版心以宽 14 cm×19 cm 为限。(3) 新种等的外形图最好绘墨线图，如果用照片，最好加上区别点的特写镜头照片。此区别点如果是墨线图，也应制成照片再拼贴一起，才便于制版。为节省版面，单个新种最好不用照片图版。

(二)**墨线图**　文中插图一般以墨线图效果较好，照片效果较差。

(1) 墨线图应绘制在硫酸纸或洁白纸上。绘图要求准确、墨线要黑、线条要光滑而匀。(2) 构图要求既讲究科学性又讲究艺术性。在此前提下，为节省版面、便于排版、排出的版面美观，构图尽可能做到宽大于高。(3) 图不宜过大，以不超过 16 开为好，以免损坏。(4)构图还应注意线条、点等的疏密。一般来说，图大线条、点可稍粗、稍密；图小线条应稍细、稍稀，否则会出现不清晰、一片黑或丢失、断线现象。例如：原图 24 cm(宽)×16 cm(高)，按 5/10 缩制后，成为 12 cm 宽×8 cm 高的图。原图面积为 384 cm^2 大小，缩制后面积为 96 cm^2。如果原图中有 100 个点，是在 384 cm^2 中，缩制后 100 个点则是在 96 cm^2 中，其效果可想而知了。所以，细微结构的图，线条不宜粗而密。(5) 坐标图需注意坐标部分的线要稍细，其中图象部分线条要稍粗，否则会宣宾夺主。

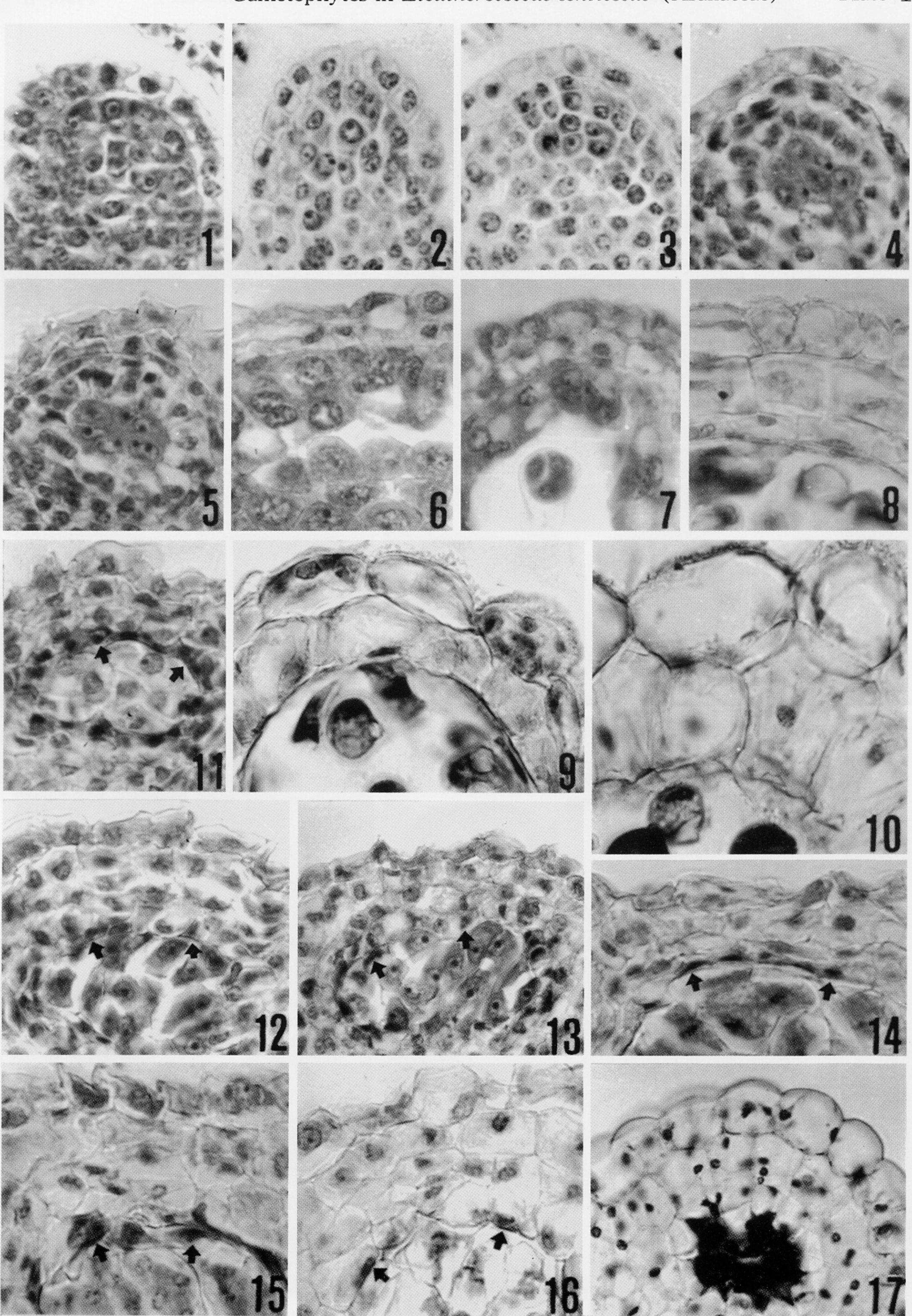
(三)**地图**

文中内容，原则上能用文字简炼表达清楚的尽量不用地图，地图绘制要准确无误，要求同墨线图。

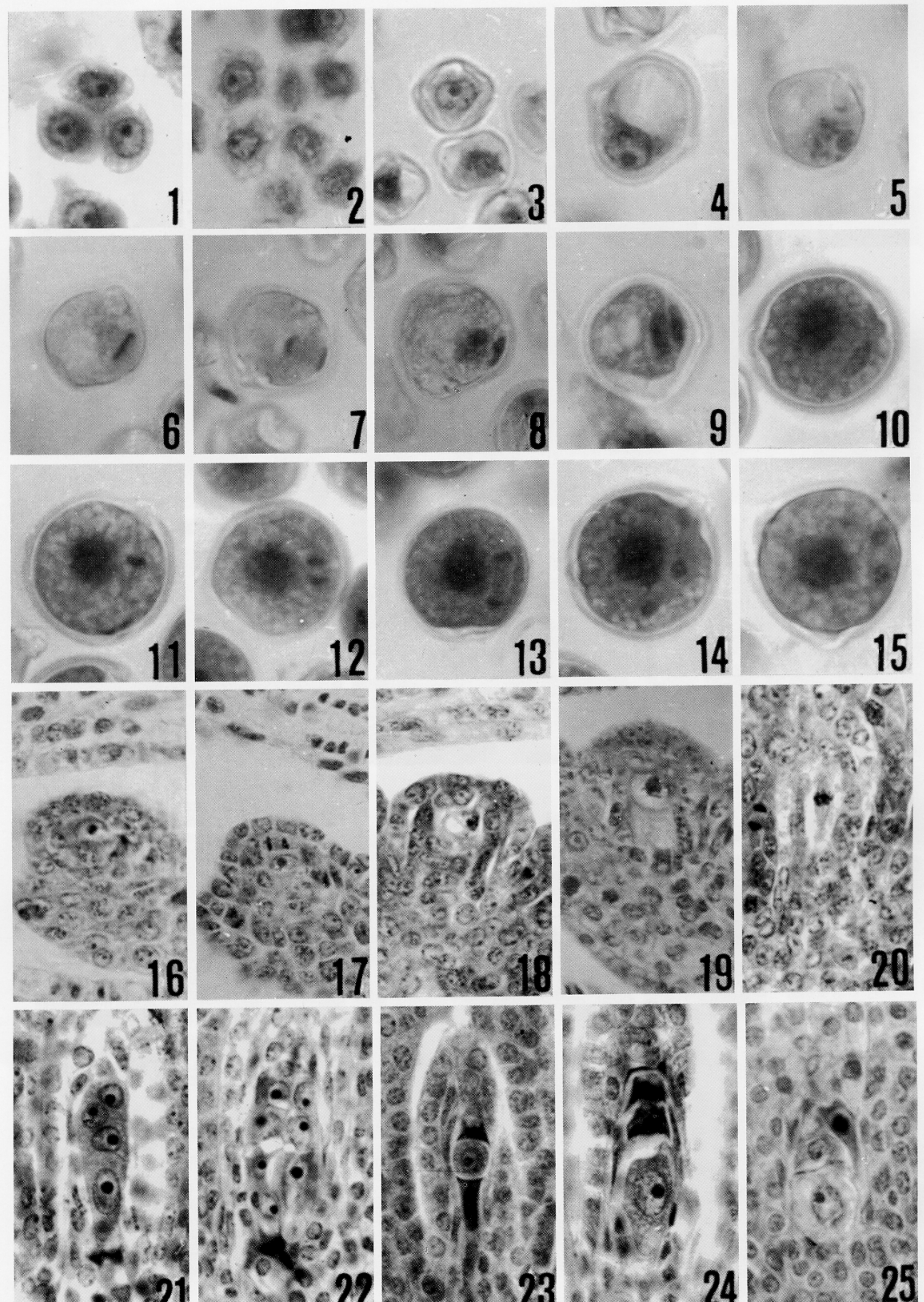
(1) 世界地图只要画海岸线、河流、湖泊、经纬度等自然地理标志，最好不画国界。(2) 中国地图，以用最新版本的地理底图为佳。大小以 32 开的小地图为好。这种小地图按 9/10 缩制后，其图例清晰，又省版面。地图中图例的涵义可用 1,2,3,…为代号在图注中注明 1,2,3,…的涵义即可。(3) 为节省版面，可在同一地图上用不同图例表示不同内容。(4)地理底图可到当地测绘局或地图出版社购买。

以上图版、墨线图和地图上面的文字、外文符号、数码、箭头及地图国界标注应清楚、准确，尤其国界的描绘有极严的要求。为便于检查，所有的图最好提供复制件。

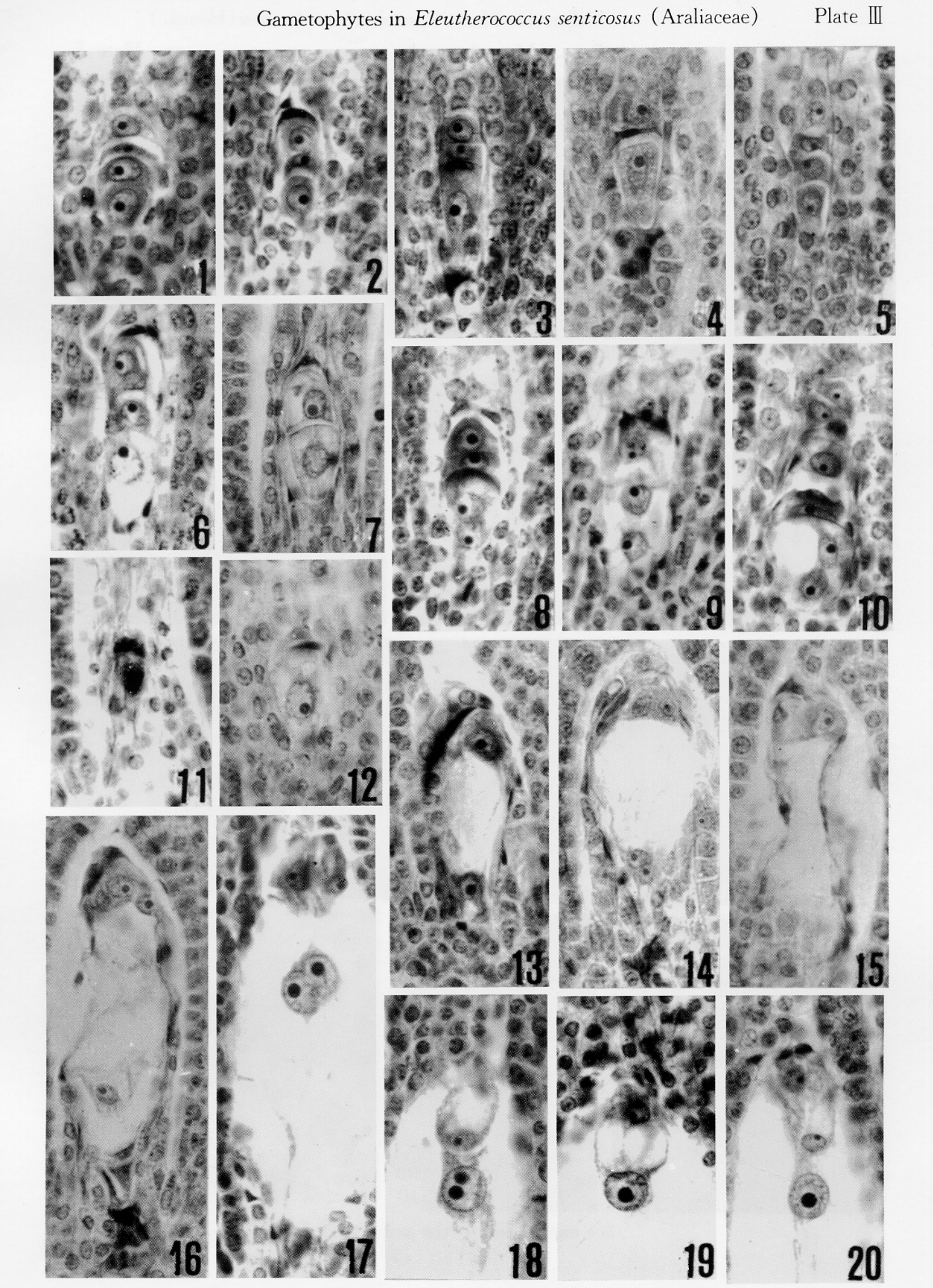
(汪桂芳提供)



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20